

生物系の数理科学 第1回

山口 諒

1 指数成長モデル

生物の個体数や化学物質の濃度など、時間とともに増減する量を扱う際、ある瞬間の量に比例して変化速度が決まる現象は珍しくない。たとえば微生物培養や放射性物質の崩壊などは、その一例である。このように「量の大きさに比例して増える（あるいは減る）」という性質は、以下のような微分方程式として記述できる。

$$\frac{dy}{dt} = a y, \quad (1.1)$$

ここで、 $y(t)$ は時刻 t における対象の量（例：個体数、濃度など）を表し、 a は定数である（個体群動態のモデルでは**内的自然増加率**と呼ぶ）。 $a > 0$ であれば増加を、 $a < 0$ であれば減少を意味する。これを **指数成長モデル**と呼ぶ。

1.1 一般解の導出と解法

式(1.1)を満たす $y(t)$ を求めるために、変数分離法を用いる。両辺を y で割ってから積分すると、

$$\int \frac{1}{y} dy = \int a dt. \quad (1.2)$$

左辺を積分すると $\ln|y|$ が得られ、右辺は $at + C$ となる。よって、

$$\ln|y| = at + C \implies y(t) = e^{at+C} = A e^{at},$$

となる。ただし、 $A = e^C$ は積分定数であり、初期条件 $y(0) = y_0$ を与えれば $A = y_0$ が決まる。こうして、増加率が量自体に比例する系の解は $y(t) = y_0 e^{at}$ という結果が得られる。

1.2 移住や放出を加えた指数成長モデル

単純な指数成長モデルは、内部の成長率だけで対象の数が増加すると仮定していた。しかし、魚類などの実際の生態系を考えると、湖や川などからの**移入**（放流）や、漁獲・自然死といった**流出**（移出）が存在することも多い。そこで、ある時刻 t における魚の個体数を $N(t)$ とし、以下のように設定する。

- 内的自然増加率を $a (> 0)$ とする。これは N に比例して増加する率を表す。
- 単位時間当たりの放流量を一定値 s と仮定する。これは生息地に新たに追加される魚の数である。

- 単位時間当たりの漁獲量（あるいは自然死など）を一定値 h と仮定する。 h は直接的に個体数から取り除かれる数である。

これらの要素をまとめると、次の常微分方程式が得られる。

$$\frac{dN}{dt} = aN + s - h, \quad N(0) = N_0 > 0. \quad (1.3)$$

この式を **移住付き指数成長モデル** と呼ぶ。漁獲や放流がまったくなければ、これは単純な指数成長モデル $\frac{dN}{dt} = aN$ と一致することがわかる。

1.3 移住付き指数成長モデルの解法

式 (1.3) は右辺が aN と一定項 $s - h$ の和になっている。ここでは、まず

$$\frac{dN}{dt} = aN + (s - h)$$

と書き直し、 $D = s - h$ とおくことで、

$$\frac{dN}{dt} = aN + D$$

に変形する。変数分離法を用い、両辺を $aN + D$ で割って積分を行うと ($u = aN + D$ で変数変換するとよい)、

$$\int \frac{dN}{aN + D} = \int dt \implies \frac{1}{a} \int \frac{d(aN + D)}{aN + D} = \int dt$$

となる。左辺を積分すると $\frac{1}{a} \ln |aN + D|$ を得るので、積分定数を K として

$$\ln |aN + D| = at + K \implies aN + D = e^K e^{at} = A e^{at},$$

が導かれる。ここで $A = e^K$ は新たな定数である。よって N は

$$N(t) = \frac{A e^{at} - D}{a}.$$

初期条件 $N(0) = N_0$ を代入することで A を決定する。すなわち、

$$N(0) = N_0 \implies \frac{A - D}{a} = N_0 \implies A = aN_0 + D.$$

これを上式に戻すと、

$$N(t) = \frac{(aN_0 + D)e^{at} - D}{a} = \left(N_0 + \frac{D}{a}\right)e^{at} - \frac{D}{a}.$$

もとのパラメータに置き換えると、 $D = s - h$ より、

$$N(t) = \left(N_0 + \frac{s - h}{a}\right)e^{at} - \frac{s - h}{a}. \quad (1.4)$$

これが移住付き指数成長モデル (式 (1.3)) の一般解である。

2 ロジスティック成長モデル

自然界では、指数成長のまま個体数が無制限に増え続けることはほとんどない。食料や生息空間などの制約が存在するため、やがて増加は抑制される。そうした現象を簡潔に表すために用いられるのが、**ロジスティック成長モデル**である。

たとえば個体数を $N(t)$ とし、環境が許容できる最大値（**環境収容力**）を K （正の定数）とする。そして、個体群の内的自然増加率を r とするとき、ロジスティック方程式は次の形で示される。

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(1 - \frac{N}{K}\right), \quad N(0) = N_0 > 0. \quad (2.1)$$

ここで、第2項 $-\frac{r}{K}N^2$ は「資源の制約によって成長が妨げられる効果」を反映している。 N が増大するにつれ、この負の項が大きくなり、個体数の増加が緩やかになる。

2.1 変数分離法による解法

2.1.1 変数の分離

式 (2.1) は、以下のように変数分離形に書き直せる。まず両辺を $N(1 - N/K)$ で割り、時間 t について積分する方針をとる。

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(1 - \frac{N}{K}\right) \implies \frac{dN}{N \left(1 - \frac{N}{K}\right)} = r dt. \quad (2.2)$$

ここで、分母をもう少し扱いやすくするため、

$$1 - \frac{N}{K} = \frac{K - N}{K}$$

を用いると、

$$\frac{dN}{N \left(\frac{K-N}{K}\right)} = \frac{K dN}{N (K - N)}$$

となる。よって式 (2.2) は

$$\int \frac{K dN}{N (K - N)} = \int r dt$$

の形になる。

2.1.2 部分分数分解

続いて、左辺の被積分関数を直接積分するために、部分分数分解を行う。すなわち、以下のように定数を決めて分割する。

$$\frac{1}{N(K - N)} = \frac{A}{N} + \frac{B}{K - N}.$$

これを共通分母でまとめると、

$$\frac{1}{N(K - N)} = \frac{A(K - N) + B N}{N(K - N)}.$$

ゆえに、分子比較から

$$A(K - N) + B N = 1.$$

N の係数が一致するように

$$\begin{aligned} -A + B &= 0 \implies B = A, \\ A K &= 1 \implies A = \frac{1}{K}. \end{aligned}$$

したがって $B = \frac{1}{K}$ となるので、

$$\frac{1}{N(K - N)} = \frac{1}{K} \left(\frac{1}{N} + \frac{1}{K - N} \right).$$

すると、

$$\int \frac{K dN}{N(K - N)} = \int \frac{K}{K} \left(\frac{1}{N} + \frac{1}{K - N} \right) dN = \int \left(\frac{1}{N} + \frac{1}{K - N} \right) dN$$

となる。

2.1.3 両辺の積分

これをそれぞれ積分すると、

$$\int \frac{1}{N} dN = \ln |N|, \quad \int \frac{1}{K - N} dN = -\ln |K - N|,$$

である。まとめると

$$\int \left(\frac{1}{N} + \frac{1}{K - N} \right) dN = \ln |N| - \ln |K - N|.$$

よって左辺の積分結果は

$$\ln \left| \frac{N}{K - N} \right|.$$

右辺は式 (2.2) で $r dt$ を積分した結果、 $rt + C$ となる。したがって、

$$\ln \left| \frac{N}{K - N} \right| = rt + C. \quad (2.3)$$

ここで、定数 C は初期条件から決まる。式 (2.3) を指数関数の形に書き直すと

$$\begin{aligned} \left| \frac{N}{K - N} \right| &= e^{rt+C} = A e^{rt}, \\ \frac{N}{K - N} &= A e^{rt}, \quad (A = \pm e^C). \end{aligned}$$

通常の個体群動態では N や $K - N$ が正の範囲をとるため、ここでは絶対値を外してよいとする。続いて N を解くと、

$$N = (K - N) A e^{rt},$$

$$\begin{aligned}
N + A e^{rt} N &= K A e^{rt}, \\
N (1 + A e^{rt}) &= K A e^{rt}, \\
N(t) &= \frac{K A e^{rt}}{1 + A e^{rt}}.
\end{aligned}$$

初期条件 $N(0) = N_0$ を用いて A を決める。 $t = 0$ を代入すれば

$$N(0) = N_0 = \frac{K A}{1 + A} \implies A = \frac{N_0}{K - N_0}.$$

ゆえに、最終的なロジスティック方程式の解は

$$N(t) = \frac{K}{1 + \left(\frac{K - N_0}{N_0}\right) e^{-rt}}. \quad (2.4)$$

しばしば、

$$N(t) = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1\right) e^{-rt}}$$

という形で書かれることも多い。

2.2 解の振る舞いと考察

式 (2.4) によれば、時間が十分経過すると $N(t)$ は K に近づく。これは「成長初期には指数関数的な増加を示すが、ある程度進むとリソースの制限が効いてきて成長が抑えられる」ことを意味する。

具体的には $t \rightarrow \infty$ とすると、

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K,$$

であり、 N が K に対して過不足なく収束するモデル構造になっている。

3 アリー効果

個体数がごく小さいときに成長率が低下し、一定以上に増えてはじめて成長が加速される現象を**アリー効果**と呼ぶ。これは、捕食者に対する防御や交配相手の探索などが十分に機能するためには、ある程度の個体数が必要になることを示唆する。つまり、個体群が小さすぎる場合、自然な増殖力があっても減少方向に向かってしまう可能性がある。ロジスティック方程式にアリー効果を組み込む代表的な方法は、「小さすぎる個体数では成長率が負になり、ある臨界値を超えると正になる」という条件を導入することである。たとえば、環境収容力を K 、内在自然増加率を r 、さらにアリー効果の閾値を a ($0 < a < K$) と設定すると、次のような方程式を考えることができる。

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(1 - \frac{N}{K}\right) (N - a), \quad (3.1)$$

3.1 式の特徴と各因子の役割

3.1.1 ロジスティック成長の要素

$(1 - \frac{N}{K})$ は通常のロジスティック方程式に見られる自制項であり、 N が K に近づくと成長率が抑制される仕組みを表す。 N が小さいうちは、ほぼ rN による指数増加と同等に振る舞うが、大きくなるにつれ成長が鈍化して、最終的には K に近づこうとする。

3.1.2 アリー効果の要素

$(N - a)$ の部分がアリー効果を表す。もし個体数 N が閾値 a よりも小さい場合、 $(N - a)$ は負になり、全体として成長率がマイナスとなる。これは、必要最低限の個体数を下回ると、個体群が減少しやすい状況を意味する。反対に、 N が十分大きくなると $(N - a)$ は正となり、ロジスティック成長と同様に数を増やす方向へ作用する。

3.2 モデルの振る舞いの概観

このモデルには複数の平衡点が存在し得る。 $N = 0$ や $N = K$ などに加えて、 $N = a$ が特に重要な役割を果たす。たとえば N が a より少し大きい初期値から始めると、正の成長方向へ進みやすくなり、最終的に K に近い定常状態へ到達する可能性が高い。一方、 N が a よりも小さい初期条件から始めると減少傾向に陥り、絶滅へ向かう。したがって、 a は個体群の維持と消滅を分ける重要な閾値として機能する。

4 スイッチする捕食者によるモデル

アメリカ東部およびカナダの森林に生息するハマキガ科の蛾の一種では、捕食者は被食者の個体群密度が低いときには他の餌資源を利用し、被食者密度がある程度以上に達すると捕食対象を切り替える（スイッチする）ことが知られている。そのようなスイッチを含むメカニズムを簡潔に表す被食者の個体群動態モデルとして、次のような微分方程式を考える。

$$\frac{dx}{dt} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{P x^2}{1 + x^2}. \quad (4.1)$$

ここで、

- $x(t)$ は時刻 t における被食者（たとえば害虫）の個体数、
- r は被食者の内的自然増加率、
- K は環境収容力（ロジスティック成長の上限）、
- P は捕食の強さを表す定数（捕食者がどの程度被食者を消費するかに相当する）。

右辺の第1項 $r x (1 - x/K)$ はロジスティック成長による増殖を表し、個体数が過大になると資源制約によって成長速度が抑えられるようになっている。一方、第2項の

$$\frac{P x^2}{1 + x^2}$$

は被食者に対する捕食圧をモデル化したものである。低密度域（ x が小さい）では、 $x^2/(1+x^2)$ が小さくなるため、捕食者にとっては探索効率が低く、被食者の減少速度もあまり大

きくない。ところが、被食者密度がある程度まで増加すると、捕食の関数形が急激に立ち上がり、被食者の減少圧が強まる。さらに x が非常に大きくなると、 $\frac{x^2}{1+x^2} \rightarrow 1$ に漸近し、捕食率はほぼ一定の飽和値に近い値に達する。

4.1 平衡点と安定性の概略

このモデルにおいて、平衡点は $\frac{dx}{dt} = 0$ を満たす x の値として決定される。実際には

$$r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) = \frac{P x^2}{1 + x^2}$$

となる x を求めることになる。図示的に考えると、

- 被食者増殖を示す曲線（ロジスティック成長）と、
- 捕食率を示す曲線 $\frac{P x^2}{1 + x^2}$

の交点が平衡点となる。モデルのパラメータ P や r 、 K の値によって、平衡点の数と安定性が変化することが特徴である。低密度域では捕食圧が小さいため被食者が増殖方向に向かいやすいが、ある臨界密度を超えると捕食者がスイッチして加速度的に捕食圧を高め、結果的に被食者個体群が減少方向に誘導される、といった現象が生じうる。

4.2 モデルの生態学的意味

- 複数の平衡点が生じる場合があり、それらが安定／不安定のいずれに分類されるかで、被食者の長期的なダイナミクスが異なる。
- 被食者の初期密度が低すぎると捕食者が別の餌資源に向かい（もしくは見つけにくくなって）被食圧が抑えられ、かえって被食者が増加することがある。
- 逆に被食者が一定値を超えて急激に増えると捕食者が集中捕食を始め、最終的には別の平衡点へ移行する（あるいは絶滅へ向かう）可能性がある。